

ยังขาดออกซิเจนหรือมีออกซิเจนอยู่น้อยกว่าความต้องการ ต้นกล้าจะตายภายใน 1-2 วัน

จะเห็นได้ว่าสภาพที่ขาดออกซิเจนจะไม่เหมาะสำหรับการดำรงชีพของพืชโดยทั่วไป แต่เมื่อนำพืชมาเปรียบเทียบกับสัตว์ พืชยังมีความทนทานต่อสภาพขาดออกซิเจนได้ดีกว่าและนานกว่า สัตว์อย่างมากมาย ถ้าพืชขาดออกซิเจนพืชจะอยู่ได้อย่างน้อย 1 วัน แต่ถ้าสัตว์ขาดออกซิเจนสัตว์จะมีชีวิตอยู่ไม่นานไม่เกิน 2-3 นาที

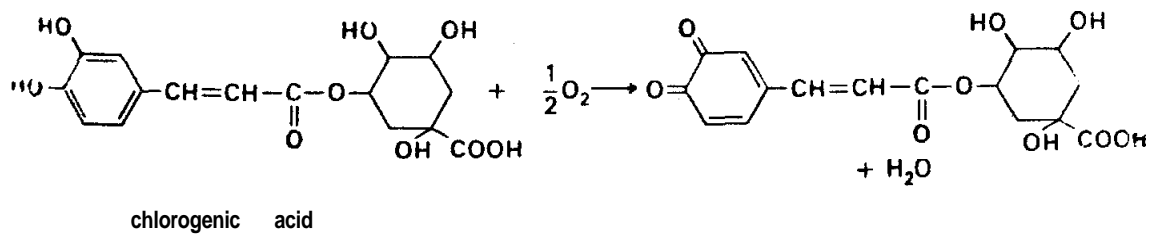
## 5. Other Oxidative Systems in Plants

นอกจากปฏิกิริยาการออกซิโดสที่ได้กล่าวมา พืชยังมีปฏิกิริยาการออกซิโดสอื่น ๆ อีกหลายอย่าง การออกซิโดส substrate ที่เกิดในแต่ละปฏิกิริยามีเอนไซม์เป็นตัวช่วยเอนไซม์ที่สำคัญ ๆ ได้แก่ phenol oxidases, ascorbic acid oxidase, peroxidase, catalase, indole-3-acetic acid oxidase & glycolic acid oxidase,

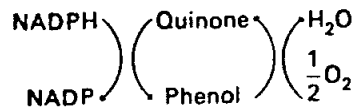
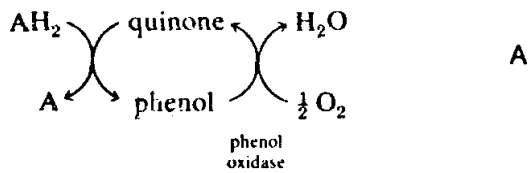
### 5.1 Action of Phenol Oxidases

Phenol oxidases ที่สำคัญมีสองชนิดคือ monophenol oxidase (tyrosinase) และ polyphenol oxidase (catechol oxidase) และในพืชมีสาร phenolic compound หลายชนิด เช่น chlorogenic acid, caffeic acid และ anthocyanins ในเซลล์ phenolic oxidases จะอยู่แยกกับ phenolic compounds เหล่านั้น เมื่อพืชเกิดบาดแผลและเซลล์แตก, phenol oxidases จะมีโอกาสสัมผัสกับ phenolic compounds และช่วยให้ออกซิเจนออกซิโดส phenolic compounds ให้เป็น quinone (ดูปฏิกิริยาตัวอย่างในรูปที่ 12) สาร quinone ที่เกิดขึ้นจะถูกรีดิวซ์กลับเป็น phenolic compounds ได้อีก โดยใช้ไฮโดรเจนอะตอมจาก reduced substrate (รูปที่ 13A) หรืออาจใช้ไฮโดรเจนอะตอมจาก NADPH+H<sup>+</sup> (รูปที่ 13B)

สาร quinone ที่เกิดขึ้นอาจถูกออกซิโดสต่อไปและรวมตัวกันเป็นสารประกอบเชิงซ้อน สารใหม่เหล่านี้มีสีต่าง ๆ กัน เช่น สีดำคล้ำ สีแดงหรือสีน้ำตาล ในสภาพธรรมชาติ เราอาจพบว่า ผลแอปเปิ้ลหรือหัวมันฝรั่งที่มีรอยแตกหรือฉีกให้เป็นชิ้น ๆ แล้วทิ้งไว้นาน ๆ จะมีสีคล้ำที่ผิว สาเหตุที่เป็นเช่นนี้ก็เพราะว่า มีการออกซิโดส phenolic compounds ให้เป็น quinone



รูปที่ 12 แสดงปฏิกิริยาการออกซิไดส์ chlorogenic acid ให้เป็น quinone

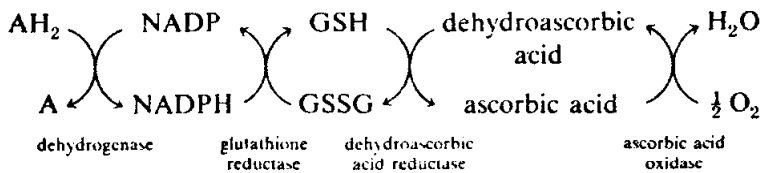
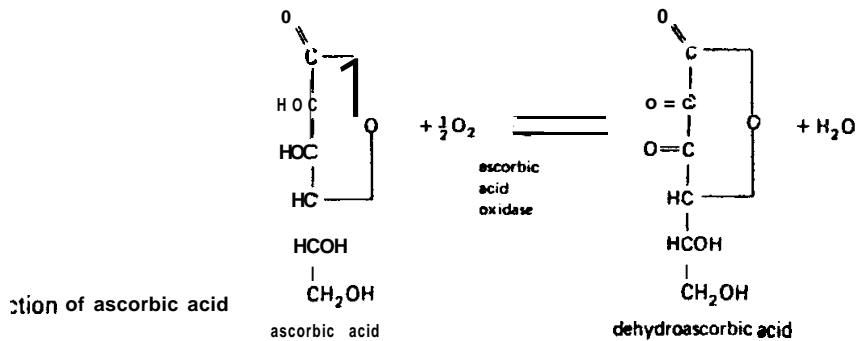


รูปที่ 13 แสดงการออกซิไดส์ phenol ให้เป็น quinone และรีดิวส์ quinone ให้เป็น phenol (A) ในสภาวะที่ไม่มี NADPH + H<sup>+</sup>, (B) ในสภาวะที่มี NADPH + H<sup>+</sup>

โดยการทำงานของ phenolic compounds นั้นเอง ในปัจจุบันเราพบว่าสาร quinone ที่เกิดขึ้นรอยแผลเป็นพิษต่อจุลินทรีย์ ดังนั้นปฏิกิริยาการออกซิไดส์ phenolic compounds เมื่อพิษเกิดบาดขึ้น จึงเป็นการป้องกันเชื้อโรคเข้าทำลายต้นพืชได้ทางหนึ่ง

5.2 Action of Ascorbic Acid Oxidase

Ascorbic acid oxidase ทำหน้าที่ในการออกซิไดส์ ascorbic acid หรือ Vitamin C ให้เป็น dehydroascorbic acid (ดูรูปที่ 14A) เอ็นไซม์ชนิดนี้มักจะทำงานสัมพันธ์กับเอ็นไซม์ชนิดอื่น ๆ จากรูปที่ 143 จะพบว่ามีเอ็นไซม์ ascorbic acid oxidase อยู่ในปฏิกิริยาการส่งถ่ายอิเล็กตรอนอย่างสิ้น ซึ่งมี dehydrogenase, glutathione reductase และ dehydroascorbic acid reductase เป็นเอ็นไซม์ช่วยในปฏิกิริยาต่าง ๆ ที่เกิดขึ้น



รูปที่ 14 (A) แสดงการทำงานของ ascorbic acid oxidase, (B) แสดงปฏิกิริยาการส่งถ่ายอิเล็กตรอนที่มีเอ็นไซม์ชนิดต่าง ๆ เข้าทำงานร่วมกับ ascorbic acid oxidase

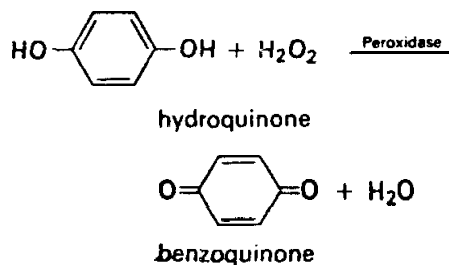
เราได้ทราบมาแล้วว่า เมื่อ phenol ถูกออกซิไดส์ให้เป็น quinone และมีสารบางอย่างเกิดขึ้น จึงทำให้เนื้อเยื่อของพืชมีสีดำหรือสีน้ำตาล ในสภาพที่มี ascorbic

acid oxidase และมี ascorbic acid อยู่ด้วย, quinone จะไปออกซิไดส์ ascorbic acid แล้วตัวเองจะกลายเป็น phenol. ดังนั้นสารประกอบเชิงซ้อนที่มีลิแกนด์จะไม่เกิดเพราะไม่มี quinone (ดูหัวข้อ 5.1 ประกอบ) ปรากฏการณ์นี้อาจสังเกตได้จากสลดผักที่น้ำส้ม (orange juice) หรือน้ำมะนาว (lemon juice) ผสมอยู่ กับสลดที่ไม่มีน้ำส้มหรือน้ำมะนาว จะพบว่าจานที่มีน้ำส้มหรือน้ำมะนาวจะ เปลี่ยนเป็นสีดำได้ช้ากว่าจานที่ไม่มีน้ำส้มหรือน้ำมะนาว ทั้งนี้เพราะว่า quinone ที่เกิดเนื่องจากเราหั่นผักจะถูกใช้ไปในการออกซิไดส์ ascorbic acid ในน้ำส้มหรือน้ำมะนาว และจะได้ phenol กลับมาตามเดิม สลดผักจึงไม่มีสีดำของสารประกอบที่เกิดจาก quinone

### 5.3 Actions of Peroxidase and Catalase

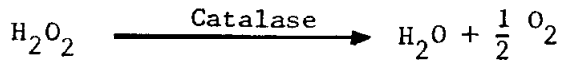
Hydrogen peroxide เป็นสารที่เป็นอันตรายต่อพืช เพราะเป็น oxidising agent ที่รุนแรง ตามปกติสารนี้จะเกิดจากปฏิกิริยาใน glycolic acid pathway และอาจจะ เกิดจากขบวนการเมแทบอลิซึมอื่น ๆ จะได้พืชมีเอ็นไซม์ 2 ชนิดคือ peroxidase และ catalase คอยกำจัด hydrogen peroxide

(1) Peroxidase เอ็นไซม์ชนิดนี้จะช่วย hydrogen peroxide ออกซิไดส์ substrate และ hydrogen peroxide จะเปลี่ยนเป็นน้ำ ตัวอย่างเช่น peroxidase จะช่วยให้ hydrogen peroxide ออกซิไดส์ hydroquinone เป็น benzoquinone (ดูรูปที่ 15) การทำงานของเอ็นไซม์ชนิดนี้จะต้องมี substrate คอยคู่อยู่ด้วยเสมอ



รูปที่ 15 แสดงปฏิกิริยาการทำงานของ peroxidase

(2) Catalase เอนไซม์ชนิดนี้จะช่วยให้ hydrogen peroxide แยกตัวเป็นน้ำได้โดยตรงดังสมการ



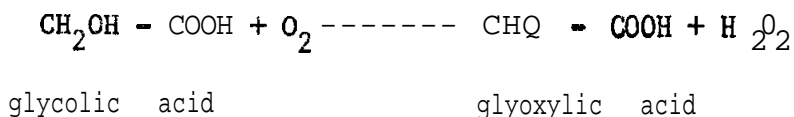
ทั้งเอนไซม์ peroxidase และ catalase มีธาตุเหล็กเป็นองค์ประกอบ ธาตุเหล็กในรูปของ  $\text{Fe}^{+3}$  จะเกาะอยู่กับ porphyrin group เอนไซม์ทั้งสองชนิดนี้พบในพืชทั่ว ๆ ไป พืชบางชนิดมีเอนไซม์ทั้งสองอยู่มาก และสะสมอยู่ในรูปผลึก

#### 5.4 Action of Indole-3-Acetic Acid Oxidase

ในต้นพืชหลายชนิดมีเอนไซม์ที่สามารถออกซิไดส์สาร indole-3-acetic acid (IAA) ได้ เราเรียกเอนไซม์นี้ว่า indole-3-acetic acid oxidase (IAA oxidase) หลังจากเกิดการออกซิไดส์ IAA แล้ว IAA จะเปลี่ยนเป็น derivative IAA และหมดสภาพการเป็นสารฮอร์โมน เราทราบแน่นอนแล้วว่า IAA จะถูกทำลายในสภาพที่มีแสงแต่ยังมีปัญหาอยู่ว่าการสร้าง IAA oxidase จะมีความสัมพันธ์กับแสงหรือไม่

#### 5.5 Action of Glycolic Acid Oxidase

Glycolic acid oxidase เป็นเอนไซม์ที่พบในใบพืชและลำต้นพืช ไม่สามารถตรวจพบในรากพืช ทำหน้าที่ช่วยให้ออกซิเจนเข้าทำปฏิกิริยากับ glycolic acid และได้สาร glyoxylic acid ดังสมการ



Hydrogen peroxide ที่เกิดขึ้นตามปกติจะถูกทำลายโดยเอนไซม์ catalase และได้น้ำกับออกซิเจน มีหลักฐานจากการทดลองว่า glycolic acid oxidase จะทำงานได้ดีขณะที่ใบได้รับแสงและ glycolic acid ถูกสร้างขึ้น ปฏิกิริยาการออกซิไดส์นี้เป็นส่วนหนึ่งของ glycolic acid pathway (ดูรายละเอียดในเรื่อง photorespiration)

## 5.6 $\beta$ -Oxidation

เป็นขบวนการออกซิโดสกรดไขมัน ซึ่งมีความสำคัญในการสร้างพลังงานมาก โดยเฉพาะในส่วนของพืชมี fat or oil สะสมอยู่มาก ๆ รายละเอียดในเรื่องนี้จะได้กล่าวต่อไปในเรื่อง fat metabolism

## 6. Molecules Derived from Respiration

ขบวนการออกซิโดสสารคาร์โบไฮเดรตที่ได้กล่าวมาทั้งหมด นอกจากจะผลิตพลังงานให้พืชนำไปใช้ในขบวนการเมตาบอลิซึมต่าง ๆ แล้ว ยังให้สารอื่น ๆ (intermediates) ที่พืชจะนำไปใช้เป็นสารเริ่มต้นหรือสารที่จำเป็นในการสังเคราะห์สารประกอบอื่น ๆ ได้ต่อไปอีก โสตนหนึ่งด้วย (ดูรูปที่ 16) ซึ่งอาจสรุปได้ดังนี้

### 6.1 Hexose Phosphate

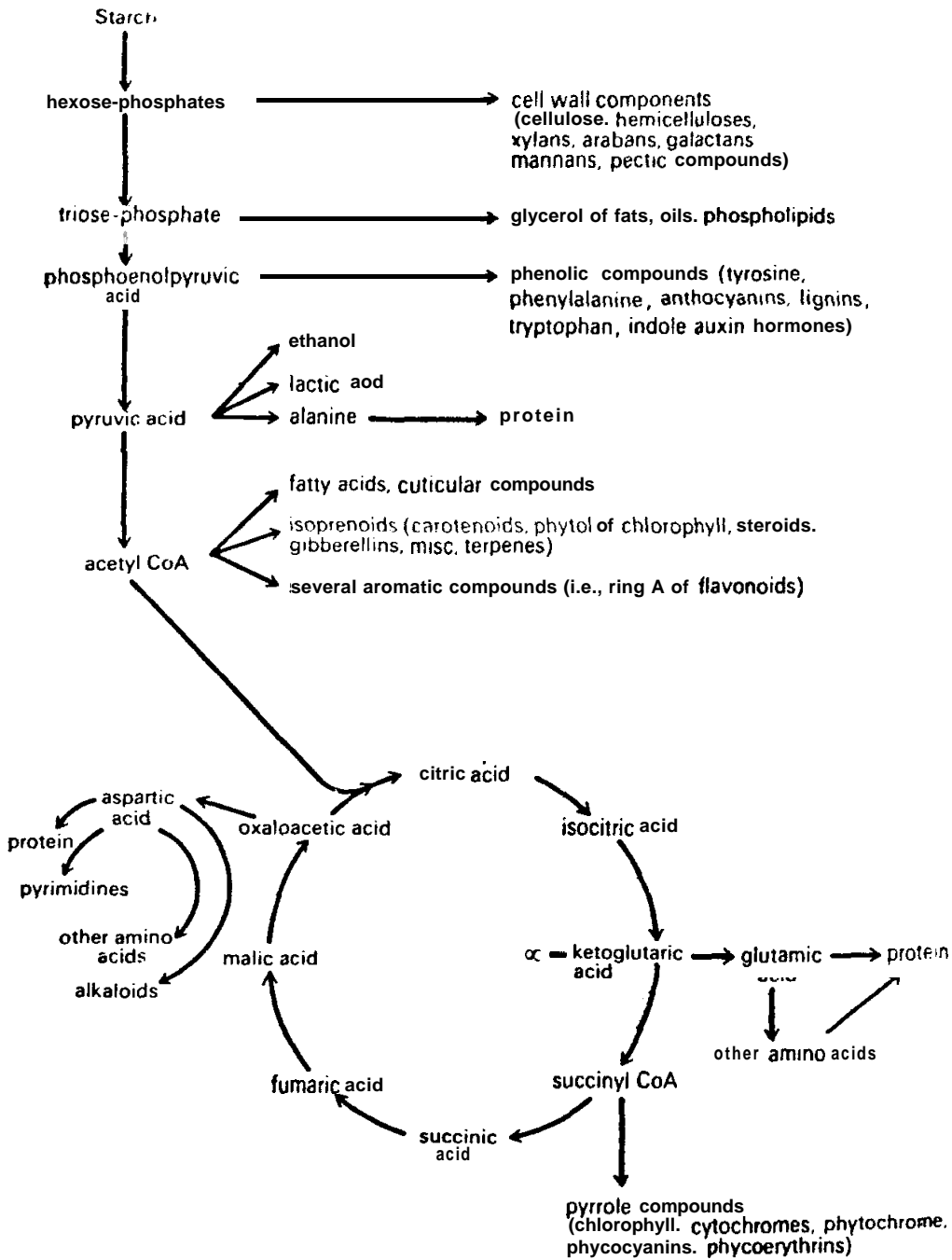
น้ำตาลฟอสเฟตประเภทนี้ได้จาก glycolysis เช่น G-6-P สามารถนำไปใช้สร้างสารที่เป็นส่วนประกอบของผนังเซลล์ เช่น hemicellulose, cellulose, xylans, arabans, galactans, mannans, and pectic compounds นอกจากนั้น G-6-P ยังสามารถนำไปใช้ใน PPP ซึ่งจะมีสาร intermediate ที่สามารถนำไปใช้สร้าง amino acid และสารโปรตีนได้ต่อไป

### 6.2 Triose Phosphate

Triose phosphate เป็นสารที่เกิดจาก glycolysis ที่สำคัญได้แก่สาร dihydroxyacetone phosphate (DHAP) สารชนิดนี้สามารถนำไปใช้สร้างสาร glycerol ซึ่งจะนำไปใช้สร้างสาร fat, oil, phospholipid ได้ต่อไป

### 6.3 Phosphoenolpyruvic Acid (PEP)

PEP เป็นสารที่เกิดขึ้นใน glycolysis เช่นเดียวกับสามารถนำไปสร้าง ribid สารจำพวก phenolic compounds ได้หลายชนิด เช่น tyrosine, phenylalanine, lignins, anthocyanins, tryptopan and indole auxin hormones.



รูปที่ 16 แสดงความสัมพันธ์ระหว่างสารประกอบที่เกิดขึ้นใน glycolysis, oxidative decarboxylation และ TCA cycle กับการสร้างสารชนิดต่าง ๆ

#### 6.4 Pyruvic Acid

Pyruvic acid เป็นสารสุดท้ายของ glycolysis สามารถนำไปใช้สร้าง alanine และสารโปรตีนได้ ในสภาพที่ขาดออกซิเจน pyruvic acid จะถูกนำไปใช้สร้าง แอลกอฮอล์และกรดแลคติก

#### 6.5 Acetyl Coenzyme A (acetyl CoA)

สารชนิดนี้ได้จาก oxidative decarboxylation ของ pyruvic acid สามารถนำไปสร้างกรดไขมันและสารประกอบเคสโบลิวไบและลำต้นพืช นอกจากนี้ยังมีประโยชน์ในสร้างสารแคโรทีนอยด์ คลอโรฟิลล์ สารฮอโรโมน รวมถึงสารจำพวก aromatic compounds

#### 6.6 $\alpha$ -Ketoglutaric acid

สารชนิดนี้ได้จาก TCA cycle ใช้ในการสร้างสาร amino acid และสารโปรตีน

#### 6.7 Oxaloacetic acid (OAA)

สาร OAA ใช้สร้าง aspartic acid ซึ่งจะนำไปใช้สร้างสารชนิดอื่น ๆ ได้ อีกเช่นสารโปรตีน, กรดอะมิโนชนิดอื่น ๆ alkaloids และ pyrimidines OAA เป็นสารที่ได้จาก TCA cycle เช่นเดียวกัน

#### 6.8 Succinyl Coenzyme A

Succinyl CoA ใช้สร้างสาร pyrrole compounds ซึ่งเป็นองค์ประกอบของคลอโรฟิลล์, cytochrome, phytyochromes, phycocyanins และ phycoerythrins

### 7. Measurement of Respiration

การวัดอัตราการหายใจของพืชอาจทำได้โดยการหาปริมาณการเปลี่ยนแปลงของสารที่ใช้ไป หรือของสารที่เกิดขึ้นจากขบวนการหายใจในเวลาที่กำหนดให้ ซึ่งอาจทำได้โดยวิธีหนึ่งวิธีใดดังนี้



### 7.1 การวัดปริมาณออกซิเจนที่ใช้ไป

การหายใจของพืชในสภาพปกติจะเป็นแบบต้องใช้ ออกซิเจน ดังนั้นเราจึงใช้ปริมาณออกซิเจนที่พืชหรือเนื้อเยื่อพืชใช้ไปเป็นตัววัดอัตราการหายใจที่เกิด ซึ่งอาจจะวัดเป็นปริมาณออกซิเจนที่เนื้อเยื่อพืช 1 หน่วยน้ำหนักใช้ไปใน 1 หน่วยเวลา หน่วยที่นิยมใช้โดยทั่วไปได้แก่  $\mu\text{g O}_2/\text{gm-tissue/hr.}$ ,  $\mu\text{moles O}_2/\text{gm-tissue/hr.}$  หรือ  $\text{mg O}_2/\text{gm-tissue/hr.}$  น้ำหนักของเนื้อเยื่อพืชในที่นี้อาจเป็นน้ำหนักสดหรือน้ำหนักแห้งก็ได้ การที่ใช้หน่วยเป็นน้ำหนักแห้งจะลดความคลาดเคลื่อนของปริมาณน้ำในเนื้อเยื่อได้มาก

### 7.2 การวัดปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ที่คายออกมา

ในการหายใจของพืชมักจะมีคาร์บอนไดออกไซด์เป็นผลพวง (by product) ออกมา ดังนั้นเราจึงใช้ ปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์เป็นตัววัดอัตราการหายใจที่เกิดขึ้นในพืชได้ ในกรณีนี้จะทำได้โดยหาปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ที่เนื้อเยื่อพืช 1 หน่วยน้ำหนักคายออกมาในเวลา 1 หน่วยเวลา หน่วยที่ใช้วัดมักจะใช้เป็น  $\mu\text{moles CO}_2/\text{gm-tissue/hr.}$  หรือ  $\text{mg CO}_2/\text{gm-tissue/hr.}$  เช่นเดียวกับวิธีแรก การบอกอัตราการหายใจในรูปของน้ำหนักแห้งของเนื้อเยื่อจะได้ผลดีกว่าการบอกในรูปของน้ำหนักสด และการวัดอัตราการหายใจของพืชที่มีสีเขียวจะต้องทำในที่มืด หากมีแสง ปริมาณออกซิเจนหรือคาร์บอนไดออกไซด์ที่วัดได้จะคลาดเคลื่อนไปจากความเป็นจริง

### 7.3 การวัดปริมาณ substrate

เราใช้ปริมาณ substrate ในเนื้อเยื่อที่ลดลงเนื่องจากการหายใจเป็นตัววัดอัตราการหายใจได้จากวิธีนี้เราจะต้องวิเคราะห์ชนิดและปริมาณของสารในเนื้อเยื่อ ฉะนั้นจึงไม่ใช่เป็นวิธีที่สะดวกและไม่นิยมใช้มากนัก แต่การวัดอัตราการหายใจโดยวิธีนี้จะเป็นประโยชน์มาก เมื่อเราต้องการทราบว่า สาร substrate ถูกใช้ไปในการหายใจเร็วมากน้อยเพียงใด อีกทั้งยังบอกได้ว่า สารชนิดใดบ้างที่เป็น substrate หากเราวัดด้วย ปริมาณออกซิเจนที่ใช้ไปหรือคาร์บอนไดออกไซด์ที่คายออกมาแต่เพียงอย่างเดียว เราจะไม่ทราบว่า substrate ชนิดที่ถูกออกซิไดส์ไป

## 8. The Respiratory Quotient

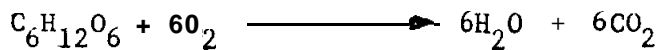
ในการหายใจของพืชจะมีการใช้ออกซิเจนเข้าไปและมีคาร์บอนไดออกไซด์คายออกมา อัตราส่วนระหว่างปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ที่พืชคายออกมิต่อปริมาณออกซิเจนที่พืชใช้ไป เรียกว่า respiratory quotient (RQ)

$$RQ = \frac{\text{Moles of CO}_2 \text{ evolved}}{\text{Moles of O}_2 \text{ absorbed}}$$

ค่าของ RQ จะบอกให้เราทราบว่าสารจำพวกใดถูกออกซิไดส์ และยังสามารถบอกให้เราทราบว่า การหายใจของพืชเป็นแบบต้องใช้ออกซิเจนหรือไม่ใช้ออกซิเจน การหาค่า RQ ที่ถูกต้องจะต้องทำในสภาพที่ไม่มีการสังเคราะห์แสง

### 8.1 RQ of Carbohydrates

เมื่อคาร์โบไฮเดรตชนิดต่าง ๆ เช่น น้ำตาล hexose ถูกออกซิไดส์อย่างสมบูรณ์ ปริมาณออกซิเจนที่ใช้ไปจะเท่ากับปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ที่คายออกมา ดังนั้น RQ ของสารคาร์โบไฮเดรตจะเท่ากับ 1 ตัวอย่างเช่น



(glucose)

$$RQ \text{ ของ glucose} = \frac{CO_2}{O_2} = \frac{6}{6} = 1$$



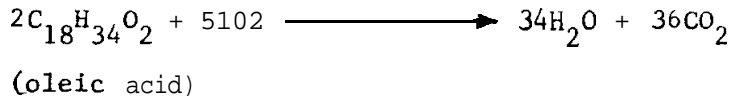
(Sucrose)

$$RQ \text{ ของ sucrose} = \frac{CO_2}{O_2} = \frac{12}{12} = 1$$

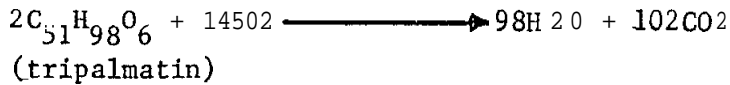
### 8.2 RQ of Fats

เวลาที่ไขมันถูกออกซิไดส์ ปฏิกิริยาการออกซิไดส์จะไม่เกิดขึ้นโดยตรง ตอนแรก ไขมันจะถูกไฮโดรไลซ์ให้เป็น fatty acid และ glycerol ก่อน เมื่อสารที่เกิดขึ้นถูกออกซิไดส์อย่างสมบูรณ์ จะมีการใช้ออกซิเจนในสัดส่วนมากกว่าคาร์บอนไดออกไซด์ที่ปล่อยออกมา ดัง

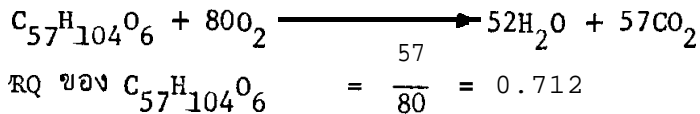
นั่น RQ ของไขมันจะเท่ากับ 0.7 โดยประมาณ ตัวอย่าง เช่น



$$RQ \text{ ของ oleic acid} = \frac{36}{51} = 0.706$$



$$RQ \text{ ของ tripalmitin} = \frac{102}{145} = 0.703$$

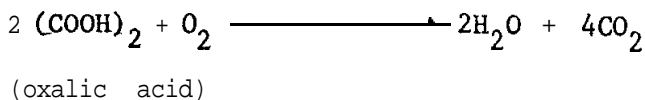


### 8.3 RQ of Proteins

โปรตีนเป็นสารที่ถูกออกซิไดส์ได้ยาก เพราะจะต้องแตกตัวเป็น amino acid เสียก่อน และเมื่อโปรตีนถูกออกซิไดส์จะต้องใช้ออกซิเจนในปริมาณสูง RQ ของสารโปรตีนจึงมีค่าต่ำกว่า 1 แต่จะสูงกว่า RQ ของไขมันเล็กน้อย โดยทั่วไป RQ ของโปรตีนจะมีค่าอยู่ระหว่าง 0.8 ถึง 0.9

### 8.4 RQ of Organic Acids

กรดอินทรีย์ประกอบด้วยออกซิเจนในสัดส่วนที่สูงกว่าคาร์บอน เมื่อกรดอินทรีย์ถูกนำไปใช้ในขบวนการการออกซิเดชัน จะมีการใช้ออกซิเจนในปริมาณที่น้อยกว่าคาร์บอนไดออกไซด์ที่คายออกมา ทำให้ค่า RQ ของกรดอินทรีย์จึงสูงกว่า 1 ตัวอย่างเช่น



$$RQ \text{ ของ oxalic acid} = \frac{4}{1} = 4$$



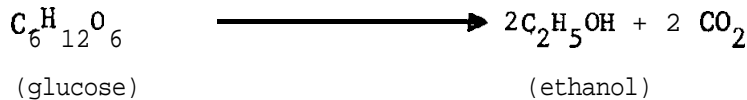
$$\text{RQ ของ tartaric acid} = \frac{8}{5} = 1.6$$



$$\text{RQ ของ malic acid} = \frac{4}{3} = 1.3$$

### 8.5 RQ of Anaerobic Respiration

การหายใจของพืชในสภาพที่ขาดออกซิเจนจะมีแต่คาร์บอนไดออกไซด์คายออกมา และไม่มีการใช้ออกซิเจน ในกรณีนี้ค่า RQ ของการหายใจแบบไม่ต้องใช้ออกซิเจนจึงมีค่าเป็น ตัวอย่างเช่น



$$\text{RQ} = \frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2} = \frac{2}{0} = \infty$$

### 8.6 RQ of Incomplete Oxidation

ในบางกรณีที่ใช้ออกซิเจนไม่พอเพียง จะเกิดการออกซิไดส์ที่ไม่สมบูรณ์ และจะเกิดสารอื่น (intermediate) ขึ้นมาแทนคาร์บอนไดออกไซด์ จึงไม่มีคาร์บอนไดออกไซด์เกิดขึ้นจากการออกซิไดส์ ในกรณีนี้ ค่า RQ จึงมีค่าเป็นศูนย์ (0) ตัวอย่างเช่น



$$\text{RQ} = \frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2} = \frac{0}{3} = 0$$

### 8.7 RQ of Maturing fatty Seeds

เมื่อเมล็ดพืชน้ำมันแก่ตัวมาก ๆ คาร์บอไฮเดรทในเมล็ดจะเปลี่ยนเป็นไขมัน จะมีการปล่อยออกซิเจนออกมาภายในเมล็ด, ออกซิเจนที่ปล่อยออกมาจะถูกนำไปใช้ในขบวนการ-

ออกซิเดชัน, และมีการบอนด์ออกไซด์เกิดขึ้น ซึ่งจะถูกล่อยออกมาภายนอกเมล็ด ปฏิกริยานี้จะไม่ใช่ ออกซิเจนจากภายนอก ดังนั้น RQ ของ เมล็ดที่มีน้ำมันมาก ๆ จึงมีค่ามากกว่า 1

การหาค่า RQ จากกการออกซิไดส์สารชนิดต่าง ๆ ในทางปฏิบัติมักจะสลับซับซ้อน และ RQ ที่คำนวณได้เป็นเพียงค่าโดยประมาณหรือค่าเฉลี่ยเท่านั้น เราพอที่จะบอกได้ว่า substrate ที่ถูกออกซิไดส์นั้นเป็นสารประเภทใดจากค่า RQ ที่หาได้ แต่อาจเกิดการคลาดเคลื่อนจากความเป็จริงได้

## 9, Factors Affecting Respiration Rate

ในสภาพปกติ ส่วนต่าง ๆ ของพืชจะมีอัตราการหายใจแตกต่างกัน เนื้อเยื่อเจริญ ใบอ่อนและเมล็ดที่กำลังงอกมักจะมีอัตราการหายใจสูง สำหรับลำต้น ราก ใบแก่และผลแก่มักจะมีอัตราการหายใจต่ำ ตัวอย่างเช่น ใบแคร์รอตจะมีอัตราการใช้ออกซิเจนในอัตราประมาณ 1,133 ml O<sub>2</sub>/gm tissue/hr. และเมล็ดข้าวสาลีที่กำลังงอกจะมีอัตราการหายใจประมาณ 715 ml O<sub>2</sub>/gm tissue/hr. ในขณะที่รากแคร์รอตมีอัตราการหายใจเพียง 30 ml O<sub>2</sub>/gm tissue/hr. เท่านั้น นอกจากส่วนต่าง ๆ ของพืชจะมีอัตราการหายใจแตกต่างกันแล้ว ยังมีปัจจัยอื่น ๆ ที่ทำให้อัตราการหายใจของพืชแตกต่างกันออกไปอีกด้วย อาทิเช่น ปริมาณอาหารในเซลล์ ปริมาณสาร ATP ในเซลล์ ปริมาณน้ำในเซลล์ ปริมาณออกซิเจนในบรรยากาศ ปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศ อุณหภูมิของบรรยากาศ แสง สุขภาพของพืช ชนิดของพืช ตลอดจนอายุของพืช

### 9.1 อาหารในเซลล์

การหายใจจะต้องใช้สาร substrate ที่อยู่ในเซลล์ในการออกซิไดส์ ถ้าในเซลล์มีสาร substrate มาก การหายใจก็สามารถเกิดขึ้นได้มาก ถ้าเซลล์มีสารน้อย การหายใจก็ต่ำ โดยปกติ substrate ที่สำคัญในการหายใจของพืชได้แก่ สารจำพวกคาร์โบไฮเดรต โดยเฉพาะอย่างยิ่งน้ำตาลกลูโคส ถ้าน้ำตาลกลูโคสมีปริมาณน้อย พืชก็จะไฮโดรไลส์แป้งให้เป็นน้ำตาลกลูโคสซึ่งจะถูกนำไปใช้ในการหายใจต่อไป ถ้าเซลล์มีคาร์โบไฮเดรตน้อยมากสารประกอบชนิดอื่น ๆ อาจถูกออกซิไดส์แทนคาร์โบไฮเดรต เช่น พบว่าสารโปรตีนจะถูกไฮโดรไลส์เป็นกรดอะมิโนชนิด

ต่าง ๆ และกรดอะมิโนบางชนิดก็จะถูกนำไปใช้ในขบวนการหายใจ ตัวอย่างเช่น กรดกลูตามิก สามารถเปลี่ยนเป็น  $\alpha$ -ketoglutaric acid และกรดแอสปาร์ติก สามารถเปลี่ยนต่อไปเป็น OAA ได้ ทั้ง  $\alpha$ -ketoglutaric acid และ OAA เป็นกรดที่อยู่ใน TCA cycle

### 9.2 ปริมาณสาร ATP ในเซลล์

สาร ATP ที่เกิดขึ้นจากการหายใจอาจเป็นปัจจัยที่ควบคุมอัตราการหายใจได้ ถ้า ATP เกิดขึ้นมาก สาร ADP ที่อยู่ในเซลล์จะลดลงหรือไม่มีเหลืออยู่เลย ขบวนการสร้างสาร ATP ก็ลดลงหรือหยุดขงก การสร้างสาร ATP เป็นส่วนหนึ่งของขบวนการหายใจ เมื่อไม่มีการสร้าง ATP ทำให้ปฏิกิริยาของขบวนการหายใจลดลงหรือหยุดขงกไปด้วย แต่ในทางตรงข้ามถ้าสาร ATP ที่เกิดขึ้นถูกนำไปใช้อย่างรวดเร็ว ปริมาณสาร ADP ก็จะมีอยู่มากในเซลล์ ทำให้การสร้างสาร ATP เกิดขึ้นอยู่ตลอดเวลา อัตราการหายใจก็จะสูงอยู่เสมอ จากคำอธิบายที่ได้กล่าวมาแล้ว จะเห็นได้ว่า อัตราการหายใจก็ขึ้นอยู่กับขบวนการเมแทบอลิซึมที่ใช้สาร ATP ด้วย

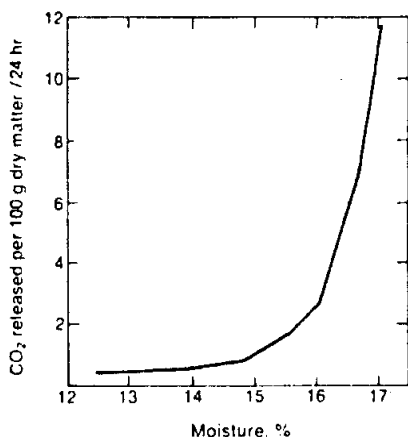
### 9.3 ปริมาณน้ำในเซลล์

เมล็ดพืชแห้งและสปอร์มีอัตราการหายใจต่ำมาก แต่ถ้าเมล็ดยกน้ำเข้าไปจะทำให้ อัตราการหายใจจะค่อย ๆ เพิ่มขึ้น และอัตราการหายใจจะเพิ่มสูงขึ้นเมื่อเมล็ดมีความชื้นมากขึ้น ตัวอย่างเช่น อัตราการหายใจของเมล็ดข้าวสาลีที่มีความชื้น 16-17% จะสูงกว่าเมล็ดที่มีความชื้น 12% (ดูรูปที่ 17) ฉะนั้นเวลาเก็บเมล็ดพันธุ์พืชจึงจะต้องควบคุมความชื้นภายในเมล็ดให้มีความชื้นต่ำอยู่เสมอ ซึ่งจะป้องกันไม่ให้เมล็ดเกิดการหายใจ และจะเก็บเมล็ดพันธุ์ได้นานขึ้น

ในทำนองเดียวกันนี้ พืชที่ขาดน้ำจะมีการหายใจลดลงอย่างมาก โดยเฉพาะอย่างยิ่งที่ขาดน้ำเป็นเวลานาน ๆ ทั้งนี้อาจจะเป็นเพราะเซลล์พืชขาดน้ำทำให้ขบวนการทางเคมีเปลี่ยนไป และขณะที่พืชขาดน้ำ stomata จะปิด ออกซิเจนเข้าไปในต้นพืชได้น้อยลง การหายใจจึงเกิดขึ้นได้น้อย

### 9.4 ปริมาณออกซิเจนในบรรยากาศ

ตามปกติออกซิเจนสามารถซึมผ่านเซลล์เข้าถึงขบวนการการส่งถ่ายอิเล็กตรอน (electron transport system) ได้ง่าย และสามารถรับอิเล็กตรอนและโปรตอนจาก-

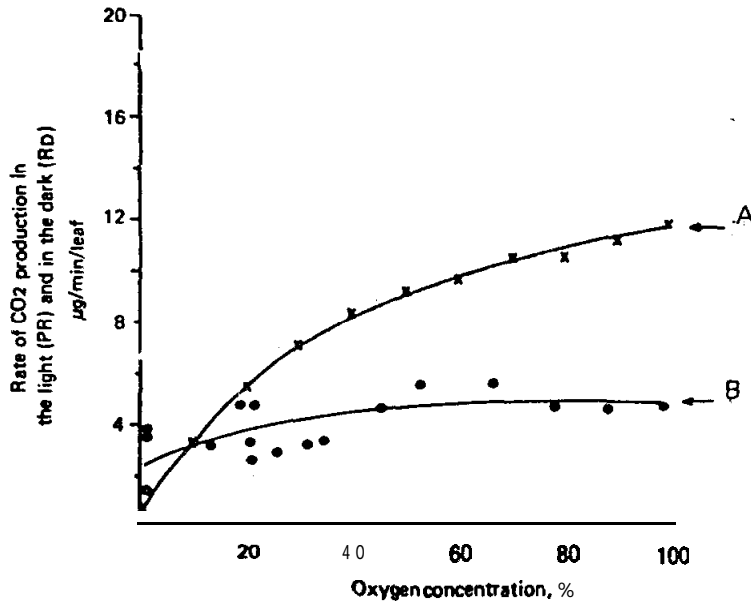


รูปที่ 17 แสดงผลของความชื้นในเมล็ดข้าวสาลีต่ออัตราการหายใจของเมล็ดข้าวสาลี

ขบวนการส่งถ่ายอิเล็กตรอนได้ดี ในสภาพธรรมชาติจะมีออกซิเจนในบรรยากาศประมาณ 20% ซึ่งเพียงพอที่จะทำให้ต้นพืชหายใจได้ตามปกติ ถ้าปริมาณออกซิเจนในบรรยากาศสูงกว่า 20% การหายใจของพืชก็จะไม่สูงขึ้นมากนัก แต่ถ้าปริมาณออกซิเจนในบรรยากาศต่ำกว่า 20% จนถึง 10% อัตราการหายใจของพืชจะลดลงเรื่อย ๆ ตามปริมาณออกซิเจนที่ลดลง และถ้าในบรรยากาศมีออกซิเจนน้อยกว่า 5% จะไม่พอที่จะทำให้ขนำไปใช้ใน aerobic respiration ในสภาพเช่นนี้ พืชจะเริ่มมีการหายใจแบบ anaerobic ขึ้นมาแทน และถ้าในบรรยากาศไม่มีออกซิเจนอยู่เลย การหายใจแบบ aerobic ก็หยุดทันที

การหายใจของพืชบางชนิดมีความแตกต่างกันในสภาพที่มีแสงกับในสภาพที่มืด ตัวอย่างเช่น ถั่วเหลืองจะมีอัตราการหายใจในสภาพที่มีแสง สูงกว่าในสภาพที่มืด และปริมาณออกซิเจนในบรรยากาศที่แตกต่างกัน จะทำให้อัตราการหายใจในที่ที่แสงแตกต่างกับในสภาพที่มืดมากขึ้น ในรูปที่ 18 เราจะพบว่าในขณะที่ในบรรยากาศมีออกซิเจน 20% อัตราการหายใจของถั่วเหลืองในที่ที่มีแสง จะมีค่าประมาณ  $6 \mu\text{gm CO}_2/\text{min/leaf}$  และในที่มืดจะมีค่าประมาณ

3  $\mu\text{gm CO}_2/\text{min}/\text{leaf}$  ถ้าเพิ่มออกซิเจนในบรรยากาศให้สูงขึ้นเรื่อยจนอิ่มตัว (100%) อัตราการหายใจของใบแก้วเหลืองจะสูงขึ้นเรื่อย ๆ จนถึงประมาณ 12  $\mu\text{gm CO}_2/\text{min}/\text{leaf}$  (ออกซิเจนในบรรยากาศอิ่มตัว) ในขณะที่อัตราการหายใจของใบแก้วเหลืองสูงขึ้นเพียงเล็กน้อย ประมาณ 4  $\mu\text{gm CO}_2/\text{min}/\text{leaf}$ .



รูปที่ 18 แสดงผลของออกซิเจนต่อการหายใจของแก้วเหลือง (A) ในที่มีแสง (B) ในที่มืด

สาเหตุที่การหายใจของใบแก้วเหลืองในที่ที่แสง ได้รับอิทธิพลจาก ปริมาณออกซิเจนมากกว่าในที่มืด เพราะว่าแก้วเหลืองมีโฟโตเรสปีเรชั่น และออกซิเจนทำให้โฟโตเรสปีเรชั่นเกิดได้ดี จึงทำให้มีคาร์บอนไดออกไซด์เกิดขึ้นมากในขณะที่ปริมาณออกซิเจนในบรรยากาศสูงขึ้น (รูปที่ 18A) หากยับยั้งมิให้โฟโตเรสปีเรชั่นเกิดขึ้น เช่น นำพืชไปไว้ในที่มืด อัตราการหายใจ (การคายคาร์บอนไดออกไซด์) ก็จะได้รับผลจากปริมาณออกซิเจนในบรรยากาศน้อยมาก (รูปที่ 18B) ดูคำอธิบายละเอียดในเรื่องโฟโตเรสปีเรชั่น

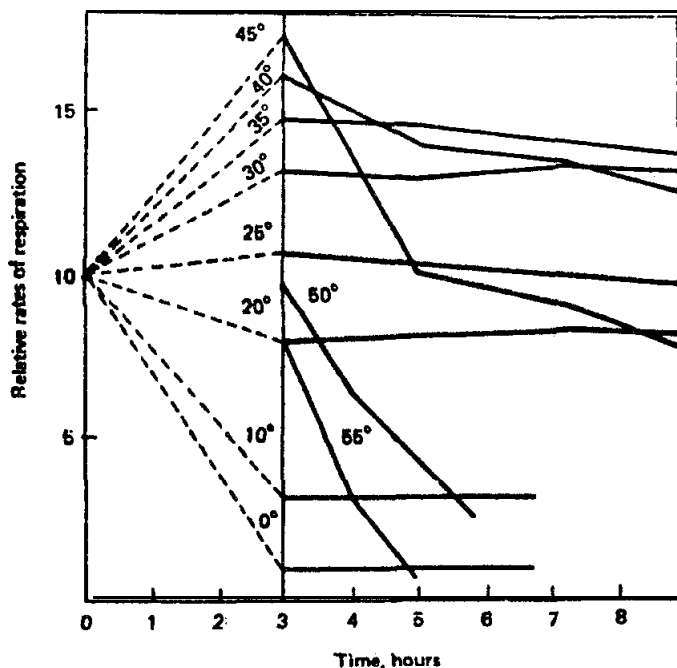
### 9.5 ปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศ



เนื่องจากคาร์บอนไดออกไซด์เป็นสารที่เกิดขึ้นในขบวนการหายใจ ดังนั้นหากมีคาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศในปริมาณสูงก็อาจจะทำให้ขบวนการหายใจเกิดขึ้นได้น้อยลง เหตุผลในเรื่องนี้ยังทราบแน่ชัด อาจจะเกี่ยวข้องกับปัจจัยอื่น ๆ หลายอย่างเช่น พบว่าคาร์บอนไดออกไซด์มีผลยับยั้งการทำงานของเอนไซม์ succinoxidase ใน TCA cycle และคาร์บอนไดออกไซด์สามารถควบคุมการปิดเปิดของรูใบ (stomata) ได้อย่างดี จะพบว่าการหายใจของใบพืชในสภาพที่มีคาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศในปริมาณสูง จะมีอัตราที่ต่ำมาก เพราะคาร์บอนไดออกไซด์ทำให้รูใบปิด ออกซิเจนไม่สามารถเข้าไปในใบได้ จึงทำให้ปฏิกิริยาของขบวนการหายใจลดลง นอกจากนี้ยังพบว่าคาร์บอนไดออกไซด์ความเข้มข้น 50% จะทำให้เมล็ดถั่วที่เริ่มงอกมีอัตราการหายใจลดลงครึ่งหนึ่ง สาเหตุในเรื่องนี้ยังไม่ทราบ

9.6 อุณหภูมิของบรรยากาศ

อุณหภูมิเป็นปัจจัยที่สำคัญต่อการหายใจของพืช พืชจะหายใจได้ดีตลอดเวลาในสภาพอุณหภูมิที่เหมาะสม ซึ่งแตกต่างกันไปตามชนิดของพืช อุณหภูมิที่เหมาะสมสำหรับพืชทั่วไปประมาณเท่ากับ 25°- 30°C พืชเมืองร้อนมีอุณหภูมิที่เหมาะสมสำหรับการหายใจสูงกว่าพืชเมืองหนาว



รูปที่ 19 แสดงผลของอุณหภูมิต่าง ๆ ต่อการหายใจของต้นถั่ว (Pisum sativum) ภายในเวลานาน 8 ชั่วโมง โดยเริ่มจากอุณหภูมิ 25° (จุดอ้างอิงประกอบ)

อัตราการหายใจที่ระดับอุณหภูมิหนึ่งอาจเปลี่ยนแปลงได้ตามระยะเวลาที่พืชอยู่ในสภาพอุณหภูมินั้น ตัวอย่าง ถ้าเราให้ต้นกล้าถั่ว (Pisum sativum) อยู่ในสภาพอุณหภูมิต่ำ 25°C แล้วเปลี่ยนอุณหภูมิลงสู่ระดับ 0°, 10°, 20°, 25°, 30°, 35°, 40°, 45°, 50° และ 55° (ดูรูปที่ 19) จะพบว่าภายในเวลา 3 ชั่วโมง อัตราการหายใจของต้นกล้าถั่วจะเป็นปฏิกิริยาโดยตรงกับระดับอุณหภูมิ ยกเว้น ระดับอุณหภูมิ 50° และ 55°C ซึ่งจะมีอัตราการหายใจต่ำกว่าระดับเริ่มต้น (25°C) และในช่วงเวลาหลังจาก 3 ชั่วโมง (3-8 ชั่วโมง) อัตราการหายใจของต้นกล้าถั่วที่ระดับอุณหภูมิ 0°, 10°, 20°, 25°, 30° และ 35°C จะค่อนข้างคงที่หรือเปลี่ยนแปลงเพียงเล็กน้อย แต่ที่ระดับอุณหภูมิตั้งแต่ 40°C ขึ้นไป อัตราการหายใจจะลดลงจากเดิมอย่างมากมายและอัตราการหายใจในช่วงอุณหภูมิตั้งแต่ 40°C ขึ้นไป จะเป็นปฏิกิริยาส่วนกลับกับระดับอุณหภูมิและเวลาที่พืชอยู่ในสภาพนั้น ๆ

สาเหตุที่เป็นเช่นนี้ก็เพราะว่า ในขณะที่เราลดอุณหภูมิจากระดับ 25°C อุณหภูมิภายนอก เอ็นไซม์จะทำงานได้ไม่ดีในอุณหภูมิต่ำ ดังนั้น ถ้าอุณหภูมียิ่งลดลงมากเท่าใด อัตราการหายใจก็ลดลงมากเช่นเท่านั้น สำหรับกรณีที่อุณหภูมิสูงขึ้น เอ็นไซม์จะทำงานได้ดีขึ้นตามระดับอุณหภูมิภายในที่เพิ่มขึ้น เมื่ออุณหภูมิกายในต้นกล้าสูงขึ้นถึงระดับหนึ่งจะทำให้เอ็นไซม์ทำงานได้สูงสุด และจะทำให้อัตราการหายใจสูงตามขึ้นด้วย ในกรณีที่พืชอยู่ในสภาพอุณหภูมิต่ำมาก (เช่น 40°-45°C) ในช่วงเวลาแรก (0-3 ชั่วโมง) อุณหภูมิภายในต้นกล้าถั่วจะค่อย ๆ สูงขึ้น อัตราการหายใจก็จะสูงตาม จนกระทั่งอุณหภูมิต่ำกับอุณหภูมิกายนอก เอ็นไซม์จะเริ่มเสื่อมสภาพเนื่องจากความร้อนที่เกิดขึ้น ทำให้อัตราการหายใจในเวลาต่อมาลดลงอย่างรวดเร็วด้วย

ผลของอุณหภูมิต่อการหายใจมักจะบอกเป็นค่า  $Q_{10}$  ซึ่งสามารถคำนวณได้จากสูตรดังนี้

$$Q_{10} = \frac{\text{rate at } (t+10^\circ)\text{C}}{\text{rate at } t^\circ\text{C}}$$

ถ้าอุณหภูมิต่ำอยู่ในระดับ 0°-20°C  $Q_{10}$  ของการหายใจของพืชจะมีค่าประมาณ 2-3 และค่า  $Q_{10}$  จะเท่ากับประมาณ 2-2.5 ถ้าอุณหภูมิต่ำอยู่ระหว่าง 5-25°C ถ้า-

อุณหภูมิอยู่ในระดับ  $25^{\circ}\text{C}$ – $35^{\circ}\text{C}$  ค่า  $Q_{10}$  จะน้อยกว่า 1.5

ในธรรมชาติมีพืชชั้นต่ำบางชนิดที่สามารถเจริญเติบโตได้ดีในสภาพอุณหภูมิสูง เช่น สาหร่ายบางชนิดสามารถเจริญเติบโตได้ดีในอุณหภูมิระดับ  $60^{\circ}\text{C}$  ขึ้นไป และมีแบคทีเรียบางชนิดที่สามารถขึ้นได้ในที่อุณหภูมิระดับตั้งแต่  $90^{\circ}\text{C}$  ขึ้นไป นอกจากนั้นพบว่าสนบางชนิดหายใจได้ในอุณหภูมิต่ำกว่า  $-10^{\circ}\text{C}$

### 9.7 แสง

แสงมีผลกระทบต่อการทำงานของพืชที่มีสีเขียว โดยที่แสงยังยับยั้งการออกซิไดส์กรดไพรูวิกให้เป็น acetyl CoA ทำให้อัตราการหายใจลดลง จากการศึกษาเรื่องผลกระทบของแสงที่มีขบวนการ TCA cycle อย่างละเอียด ไม่พบว่าแสงมีผลกระทบต่อ TCA cycle โดยตรง แสงมีผลกระทบทางอ้อมต่อการหายใจ กล่าวคือในขณะที่พืชได้รับแสง จะมีการสังเคราะห์แสง ผลที่ได้คือ มี substrate ของการหายใจเพิ่มขึ้น การหายใจก็เกิดได้ดีขึ้น นอกจากแสงยังมีผลทำให้เกิดการสร้าง glycolic acid ขึ้นในคลอโรพลาสต์ และ glycolic acid จะถูกออกซิไดส์ทำให้คาร์บอนไดออกไซด์ถูกปล่อยออกมามากขึ้น (ดูรายละเอียดในเรื่องโฟโตเรซิเพนซ์)

ในกรณีที่แสงมีผลกระทบต่อขบวนการหายใจ ไม่ว่าจะ เป็นทางตรงหรือทางอ้อม ก็จะทำให้การวัดอัตราการหายใจยุ่งยากขึ้น และไม่ค่อยจะได้ผลที่แน่นอน เพราะเหตุว่า คาร์บอนไดออกไซด์ที่ออกมาจากการหายใจอาจถูกนำไปใช้ในการสังเคราะห์แสง และออกซิเจนที่ออกมาจากการสังเคราะห์แสงอาจจะถูกนำไปใช้ในการหายใจ ทำให้ปริมาณของคาร์บอนไดออกไซด์หรือออกซิเจนที่วัดได้จากการหายใจ หรือใช้ไปในการหายใจคลาดเคลื่อนไปจากความเป็นจริงได้

### 9.8 บาดแผลและโรคพืช

ส่วนต่าง ๆ ของพืชบางส่วนที่มีสภาพผิดปกติจะหายใจในอัตราสูงกว่าปกติ เช่นใบพืชที่งอเนื่องจากสาเหตุใดก็ตามจะมีอัตราการหายใจสูงมาก เนื้อเยื่อที่ได้รับบาดแผลเนื่องจากการกระทำจากภายนอกหรือผลจากการใช้สารเคมีจะมีการหายใจเกิดขึ้นในอัตราสูงเช่นเดียวกัน ตัวอย่างเช่น หัวมันฝรั่งที่ถูกเขือน ใบที่ถูกถูไถล่าต้นที่ได้รับบาดแผลพืชที่ได้รับยากำจัดวัชพืชบางชนิด ส่วนต่าง ๆ ของพืชที่กล่าวมาแล้วจะมีอัตราการหายใจสูงกว่าปกติและมีสาร ATP เกิดมากกว่าปกติด้วย ใน

ปัจจุบันเรายังไม่สามารถอธิบายได้ว่าพืชที่มีสภาพผิดปกติจะมีการหายใจสูงกว่าปกติได้อย่างไร

พืชที่เป็นโรคบางชนิดจะหายใจได้ดีกว่าปกติ โดยเฉพาะอย่างยิ่งในบริเวณที่ใกล้กับแผลของโรคจะมีการหายใจเกิดขึ้นในอัตราสูงมาก ตัวอย่างเช่น ใบข้าวสาลีที่เป็นโรครัส (Puccinia graminis) จะมีอัตราการหายใจสูงกว่าปกติถึง 3 เท่า และได้มีรายงานว่ามีเชื้อโรคบางชนิดทำให้ปฏิกิริยาใน PPP เกิดได้ดีขึ้น ผลจากปฏิกิริยาของ PPP อาจเป็นส่วนหนึ่งที่ทำให้การหายใจสูงขึ้น รายละเอียดเกี่ยวกับวิธีการและปฏิกิริยาของเรื่องนี้ยังไม่ทราบ

### 9.9 เกลือและอ็อกซิจิน

เมื่อรากพืชดูดเกลือหรืออ็อกซิจิน อัตราการหายใจของพืชจะสูงขึ้น ทั้งนี้เพราะรากพืชต้องการพลังงานไปใช้ในการดูดเกลือและอ็อกซิจินปรากฏการณ์นี้เราเรียกว่า salt respiration การดูดเกลือหรืออ็อกซิจินจากดิน จะทำให้สาร ADP และ Pi มีปริมาณสูงขึ้น เนื่องจากพลังงานที่ใช้ไปได้มาจากการไฮโดรไลซิสสาร ATP และมีสาร ADP และ Pi เกิดขึ้นนั่นเอง

### 9.10 ชนิดของพืช

เนื่องจากพืชแต่ละชนิดมีโครงสร้างส่วนประกอบแตกต่างกัน เราจึงพบว่าขบวนการเมแทบอลิซึมในพืชแต่ละชนิดจึงแตกต่างกันด้วย โดยทั่วไปแบคทีเรียและเชื้อราจะมีการหายใจสูงกว่าพืชชั้นสูง (ดูตารางที่ 1) เนื่องจากทั้งแบคทีเรียและเชื้อรามีขนาดเล็กและเกือบทุกส่วนมีขบวนการเมแทบอลิซึมเกิดขึ้นในอัตราปกติ ซึ่งต่างกับส่วนต่าง ๆ ของพืช มีบางส่วนที่มีขบวนการเมแทบอลิซึมเกิดขึ้นน้อย จึงทำให้อัตราการหายใจของแบคทีเรียและเชื้อราสูงกว่าของพืชชั้นสูงทั่วไป

ตารางที่ 1 แสดงอัตราการหายใจของสิ่งมีชีวิตบางชนิด

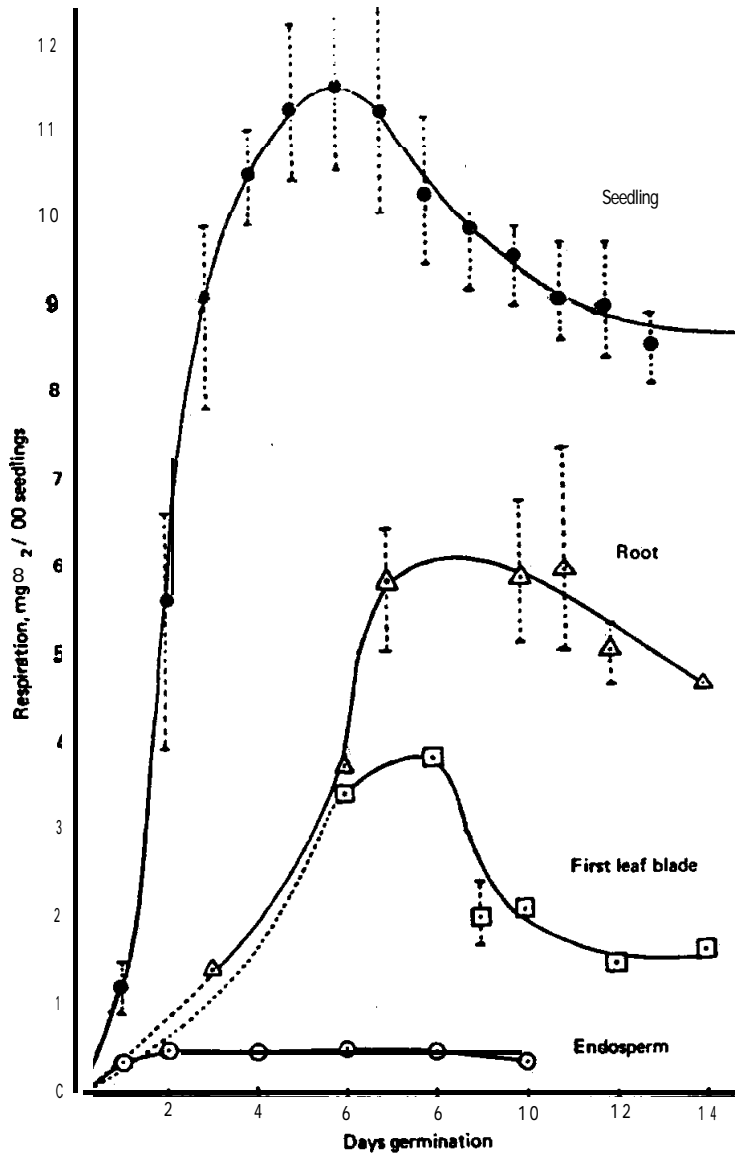
สิ่งมีชีวิต	อัตราการหายใจ O <sub>2</sub> / gm-dry wt/hr.
<u>Azotobacter</u> sp.	2,000,000 $\mu$ l at 22°C
<u>Escherichia coli</u>	200,000 $\mu$ l at 40°C
<u>Neurospora</u> (mycelium)	24,000 to 43,000 $\mu$ l at 30°C

สิ่งมีชีวิต	อัตราการหายใจ $O_2$ /gm-dry wt/hr.
<u>chlorelia</u> sp.	350 to 1,500 $\mu$ l at 25°C
Baker yeast	400 to 800 $\mu$ l at 28°C
Barley seedling	300 $\mu$ moles
Tomato rpot tip	300 $\mu$ moles
pea seed	70 $\mu$ moles
Sunflower plant	60 $\mu$ moles

### 9.11 ส่วนประกอบและอายุของพืช

ส่วนประกอบต่าง ๆ เช่นอวัยวะ เนื้อเยื่อของพืชจะมีอัตราการหายใจแตกต่างกัน และอัตราการหายใจยังขึ้นอยู่กับอายุของพืชด้วย ในหัวข้อสุดท้าย เราจะพิจารณาอัตราการหายใจของพืชทั้งต้น ของราก ของใบ ของผล และของอวัยวะอื่น ๆ ตลอดจนของเนื้อเยื่อบางชนิดในต้นพืช

(1) พืชทั้งต้น ต้นพืชที่อายุน้อย ๆ จะมีอัตราการหายใจสูงขึ้นเรื่อย ๆ จนกระทั่งถึงระดับสูงสุด เมื่อพืชเติบโตเต็มที่ และอัตราการหายใจจะค่อย ๆ ลดต่ำลงจนกระทั่งพืชตาย ตัวอย่างเช่นอัตราการหายใจของต้นกล้าข้าวบาเลย์ในระยะ 14 วันหลังการงอก (ดูรูปที่ 20) จะพบว่าอัตราการหายใจของต้นกล้าจะต่ำในระยะ 1-2 วันหลังจากการงอก ในระยะต่อมาต้นกล้าจะมีการหายใจได้ดีมาก อัตราการหายใจสูงขึ้นอย่างรวดเร็ว จนถึงจุดสูงสุดประมาณวันที่ 14 และจะเริ่มลดต่ำลงจนกระทั่งถึงวันที่ 14 สำหรับอัตราการหายใจของต้นทานตะวันในช่วงแรก (14-20 วัน) ก็มีลักษณะใกล้เคียงกับอัตราการหายใจของต้นกล้าข้าวบาเลย์ (ดูรูปที่ 21) หลังจากที่ดินทานตะวันมีอายุได้ประมาณ 22 วัน อัตราการหายใจเริ่มลดลงอย่างรวดเร็ว และรักษาระดับอยู่ในช่วงเวลาหนึ่งในตอนก่อนการออกดอก และในช่วงสุดท้ายของการเจริญ

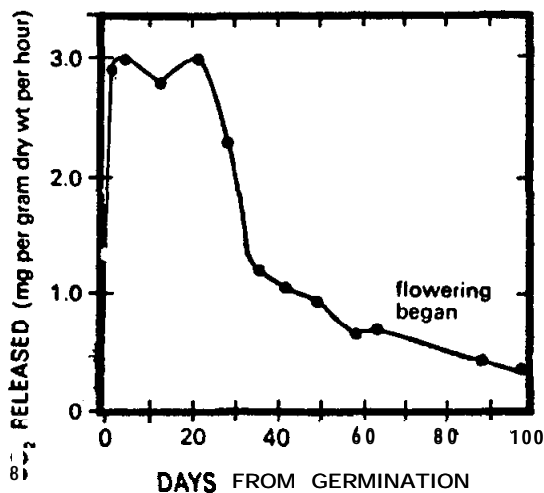


รูปที่ 20 แสดงอัตราการหายใจของต้นกล้าข้าวบาเล่ และของราก ของใบแรกและของ endosperm ของต้นกล้าข้าวบาเล่ อายุตั้งแต่เริ่มจนกระทั่งถึงอายุ 14 วัน

เติบโต อัตราการหายใจของต้นทานตะวันจะลดลงต่ำมาก

(2) ราก อัตราการหายใจของรากมักจะต่ำกว่าของพืชทั้งต้น ลักษณะการเปลี่ยนแปลงอัตราการหายใจของรากจะคล้ายคลึงกับของพืชทั้งต้น (ดูรูปที่ 20) ในช่วงแรกอัตราการหายใจของรากจะค่อย ๆ สูงขึ้น และจะสูงสุดเมื่อรากเจริญเต็มที่ หลังจากนั้นก็จะลดต่ำลงเรื่อย ๆ

(3) ใบ ใบพืชมีอัตราการหายใจสูงขึ้นหลังจากที่ใบแตกออกจากตาใหม่ ๆ และจะสูงสุดในขณะที่ใบขยายตัว (ขนาดใบเพิ่ม) และอัตราการหายใจจะเริ่มลดลงหลังจากที่ใบขยายตัวเต็มที่แล้ว (ดูรูปที่ 20 และรูปที่ 23) การเจริญเติบโตในช่วงสุดท้ายของใบบางชนิดอาจจะมีอัตราการหายใจสูงขึ้นเล็กน้อย ปรากฏการณ์นี้เรียกว่า climacteric โดยทั่วไป ในช่วงที่ใบเกิด climacteric ใบมักจะมี P/O ratio ต่ำ (P/O ratio คืออัตราส่วนระหว่างปริมาณฟอสฟอรัสในรูปของ ester กับปริมาณออกซิเจนที่ใบดูดไปใช้) สาเหตุที่ P/O ratio ต่ำลงในช่วงนี้ก็เพราะว่ามีการแตกสลายของระบบการผลิตพลังงาน ซึ่งเกี่ยวกับปริมาณฟอสฟอรัส และมีการใช้ออกซิเจนสูงขึ้นเล็กน้อย นอกจากนั้นยังพบว่าในช่วงที่ใบมี climacteric สารโปรตีนจะลดลง ทั้งนี้เนื่องจาก substrate ชนิดอื่น ๆ ถูกใช้หมดไป สารโปรตีนจึงถูก-

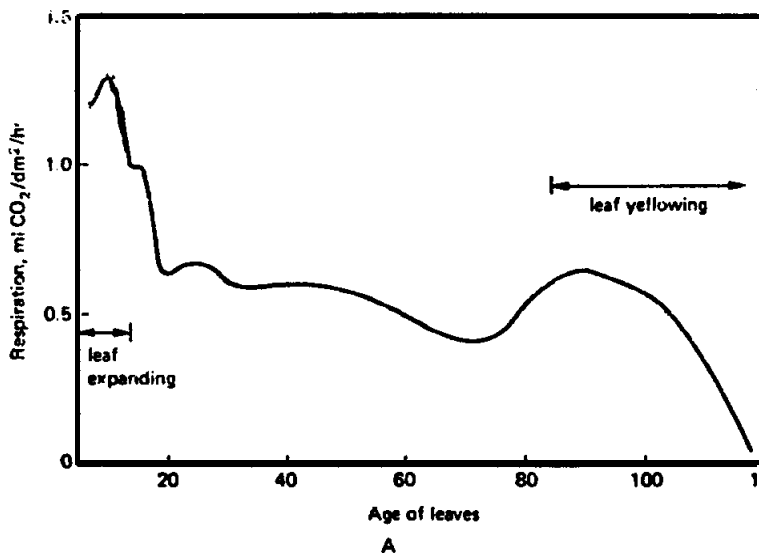


รูปที่ 21

แสดงอัตราการหายใจของต้นทานตะวันอายุตั้งแต่ 0-100 วัน

อีทซิโคสแทน และในช่วงนี้ยังมีคาร์บอนไดออกไซด์คายออกมาในปริมาณสูงกว่าช่วงก่อนเกิด climacteric อีกด้วย

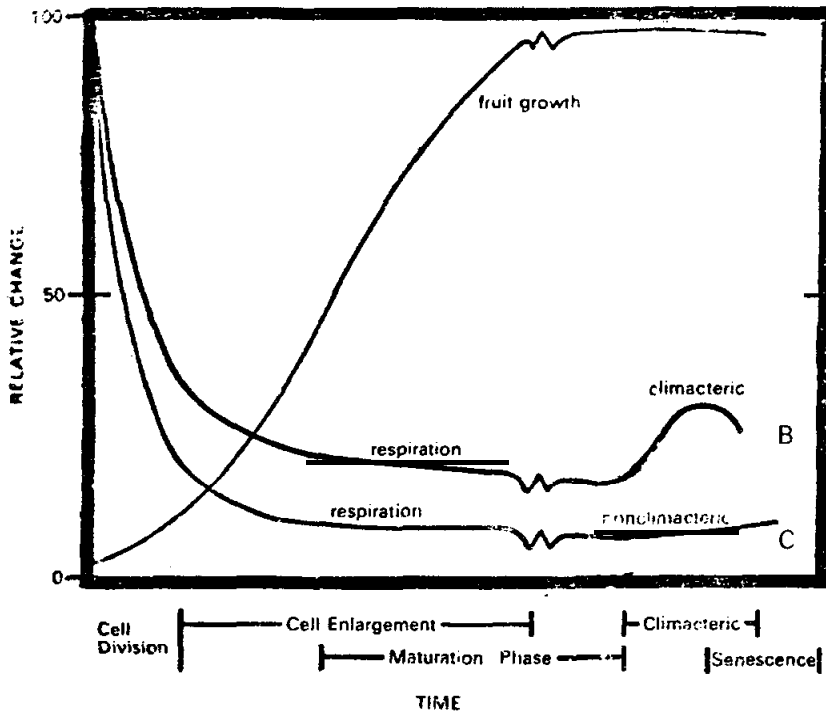
(4) ผลไม้ เราจะพบว่าอัตราการหายใจของผลอ่อนจะสูงมาก เพราะเป็นระยะที่เซลล์ของผลกำลังแบ่งตัว เมื่อถึงระยะที่เซลล์ขยายตัวใหญ่ขึ้น อัตราการหายใจจะลดลงเรื่อย ๆ จนกระทั่งผลแก่ สำหรับผลไม้ที่ไม่มี climacteric อัตราการหายใจจะต่ำสุดเมื่อผลสุก ผลไม้จำพวกนี้ได้แก่ ส้ม, มะนาว, องุ่น, สับปะรด และสตรอเบอร์รี่ แต่ถ้าผลไม้มี climacteric อัตราการหายใจจะสูงขึ้นสู่ระดับหนึ่ง ก่อนที่ผลจะสุก ผลไม้จำพวกนี้ได้แก่ ทุเรียน, มะม่วง และกล้วย เป็นต้น ขณะที่ผลไม้เหล่านี้เกิด climacteric รส สี และกลิ่นของผลไม้จะเปลี่ยนไปจากตอนที่ยังไม่สุก เช่น มีรสหวานขึ้น สีเหลืองหรือแดงขึ้น มีกลิ่นหอมชวนรับประทานมากขึ้น ในตอนสุดท้ายของ climacteric อัตราการหายใจของผลไม้เป็นศูนย์ หากไม่มีเชื้อโรคเข้าทำลาย ในรูปที่ 23 แสดงการเปลี่ยนแปลงของอัตราการหายใจของ-



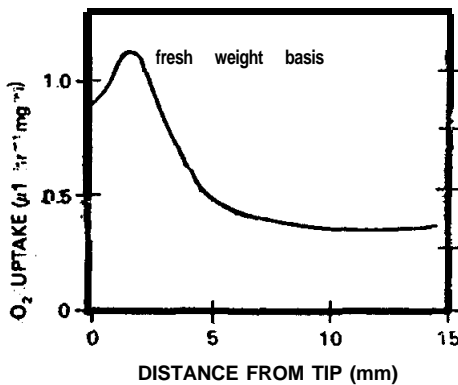
รูปที่ 22

แสดงอัตราการหายใจของใบสตรอเบอร์รี่อายุตั้งแต่ 0-120 วัน





รูปที่ 23 แสดงอัตราการหายใจเปรียบเทียบของผลไม้ (A) การเจริญเติบโตของผลไม้ (B) อัตราการหายใจที่มี climacteric (C) อัตราการหายใจของผลไม้ที่ไม่มี



รูปที่ 24 แสดงอัตราการหายใจของปลายรากข้าวโพด การแบ่งตัวของเซลล์เกิดขึ้นในระยะ 0.7-2.2 mm จากปลายราก, การยึดตัวของเซลล์เกิดขึ้นใน 4-5 mm หยุดการยึดตัวในระยะ 9 mm ขึ้นไป

ผลไม้ที่มี climacteric และผลไม้ที่ไม่มี climacteric ตั้งแต่ผลอ่อนจนกระทั่งผลสุก  
เต็มที่

(5) อวัยวะและเนื้อเยื่อของพืช โดยทั่วไปเมล็ดที่พื้กตัว, ตาที่พื้กตัว, ลำต้น  
ใบแก่, รากแก่, ผลแก่, และสปอร์ จะมีอัตราการหายใจค่อนข้างต่ำ และอวัยวะที่กำลังเจริญ  
เติบโตเช่น ใบอ่อน, ปลายราก, ผลอ่อน สปอร์ที่กำลังงอก และ เมล็ดที่กำลังงอก มักจะมี  
อัตรา การหายใจค่อนข้างสูง นอกจากนี้ยังพบว่า เนื้อเยื่อภายในอวัยวะของพืชมักจะมีอัตราการ  
หายใจที่แตกต่างกัน เช่นเราอาจพบว่าในขณะที่ลำต้นแก่มีอัตราการหายใจค่อนข้างต่ำ เนื่องจาก  
เนื้อเยื่อโดยทั่วไปอยู่ในสภาพที่ inactive เช่น vessel tracheid sieve tube  
แต่ยังเนื้อเยื่อบางชนิดยัง active อยู่และมีการหายใจที่ค่อนข้างสูง เช่น cambium และ  
companion cell เป็นต้น นอกจากนั้นเรายังพบว่าเนื้อเยื่อที่มีอายุต่างกัน จะมีอัตราการ  
หายใจต่างกันด้วย เช่นมีการทดลองหาอัตราการหายใจของปลายรากข้าวโพด (ดูรูปที่ 24) พบ  
ว่าช่วงตั้งแต่ปลายสุดจนถึงระยะประมาณ 2.2 mm. ซึ่งเป็นช่วงที่เซลล์รากมีการแบ่งตัวมากที่สุด  
จะมีอัตราการหายใจสูงขึ้นเรื่อย ๆ และอัตราการหายใจจะสูงสุดเมื่อเนื้อเยื่อรากอยู่ในช่วง  
4 mm. (จากปลายราก) ต่อจากนั้นอัตราการหายใจก็จะเริ่มลดลงจนกระทั่งถึงโคนราก การ  
ที่อัตราการหายใจในช่วงปลายสุดของรากมีอัตราต่ำนั้นอาจเนื่องมาจาก เซลล์ในช่วงนี้ เพิ่งเริ่ม  
จะมี mitochondria เกิดขึ้นและยังเจริญไม่เต็มที่ เมื่อ mitochondria เจริญเต็มที่ใน  
ช่วงต่อมา อัตราการหายใจจึงสูงขึ้น และการหายใจในเนื้อเยื่อที่แก่ตัวมีอัตราต่ำลงนั้น อาจ  
เนื่องมาจากเซลล์ในบริเวณนั้นมีการพัฒนาอยู่ในขั้นสูงสุดและอาจเนื่องมาจาก substrate ของ  
การหายใจถูกนำไปใช้ใน ขบวนการอื่นตามหน้าที่ของเซลล์ที่พัฒนาแล้ว จึงเหลือที่ใช้ในการหายใจ  
ในปริมาณน้อย